PARASITOLOGIA GENERAL

THOMAS C. CHENG

Capítulo 14: Cestoda-Las verdaderas tenias.

EDITORIAL AC

14

Cestoda — Las verdaderas tenias

Los cestodos, o tenias verdaderas, constituyen un importante grupo dentro de los platelmintos. Son los metazoos parásitos con un mayor grado de especialización. Todos los miembros adultos de esta subclase son endoparásitos del aparato digestivo y conductos anejos de varios vertebrados. Durante su ciclo vital, requieren uno o dos (o más) hospedadores intermediarios, en cada uno de los cuales las tenias experimentan una fase de su desarrollo.

El cuerpo de la tenia adulta está aplanado dorsoventralmente, y a menudo es de color blanco; sin embargo, algunas especies presentan color amarillo o gris. Estas coloraciones se deben, probablemente, a los pigmentos exógenos absorbidos por el parásito.

El origen y filogenia de las tenias han sido objeto de muchas especulaciones. La mayoría de los zoólogos modernos son de la opinión de que los cestodos tienen su origen en un platelminto antecesor que procede de un prototipo primitivo, el tronco común del que también derivan los trematodos actuales. Wardle y McLeod (1952, capítulo 4) han llevado a cabo una excelente revisión, donde no sólo se recoge el origen y la evolución de esta clase, sino también el de órdenes subordinados.

MORFOLOGIA

El cuerpo de un cestodo típico puede dividirse en tres regiones (Fig. 14.1): (1) el escólex (u órgano de fijación) es el extremo anterior del cuerpo, y su morfología y dimensiones son esenciales para la identificación de estos gusanos; (2) la región del cuello, situada inmediatamente detrás del escólex, es un área no segmentada y poco diferenciada, más estrecha que el escólex y que el estróbilo propiamente dicho; es la zona que origina los proglótides inmaduros, o segmentos del cuerpo, de estos gusanos; (3) el estróbilo, que constituye la mayor parte del cuerpo, está formado por una cadena de proglótides. Los proglótides situados anteriormente son por lo general inmaduros; es decir, el aparato reproductor, aunque es visible, no es funcional. Los proglótides posteriores a los inmaduros son ya sexualmente maduros, mientras que los localizados en el extremo posterior del cuerpo están, generalmente, grávidos, esto es, repletos de huevos. En algunas especies, los proglótides grávidos se desprenden cada cierto tiempo del resto del cuerpo, permitiendo así la salida de los huevos del hospedador mediante sus desechos fecales.

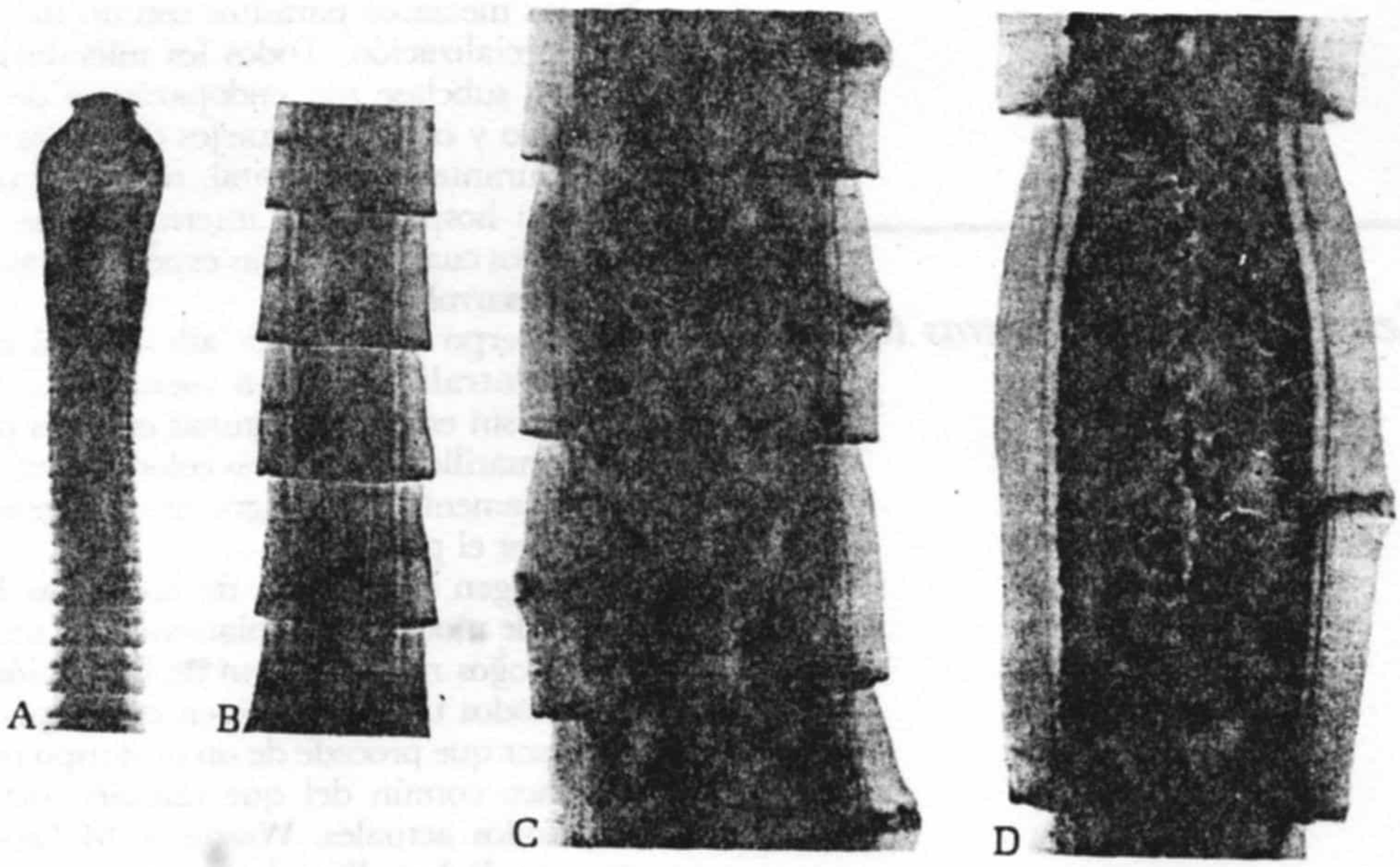


Fig. 14.1. Distintas regiones del cuerpo del cestodo, *Taenia pisiformis*. **A.** Escólex y región del cuello. **B.** Proglótides inmaduros. C. Proglótides maduros. D. Proglótide grávido. (Cortesía del Ward's Natural Science Establishment, Rochester, New York.)

Se conocen especies monoicas y dioicas dentro de los cestodos. En las especies monoicas tiene lugar la autofecundación entre uno o varios proglótides o la copulación entre dos gusanos, aunque el primer caso es muy raro.

Una fecundación cruzada continua entre diferentes proglótides de un mismo gusano, conocida como "autofecundación", parece resultar perjudicial. En efecto, Rogers y Ulmer (1962) han demostrado que cuando se provocan infestaciones en ratones por *Hymenolepsis nana*, de forma que cada ratón tenga una sola tenia, asegurando así la autofecundación, se incrementa la frecuencia de aparición de anormalidades en los cisticercoides (el estado larvario de esta tenia). Por otra parte, cuando los huevos de estas tenias son ingeridos por el escarabajo de la harina, *Tribolium confusum*, que es un adecuado aunque no imprescindible hospedador intermediario (pág. 520), dan lugar en él a un número menor de cisticercoides. También es menor la proporción de estos cisticercoides que, administrados a ratones, se desarrollan hasta formas adultas. Además, las cepas autofecundadas no pueden mantenerse más allá de la quinta generación. Estas observaciones sugieren que la fecundación cruzada, que da lugar a lo que genéticamente recibe el nombre de vigor híbrido, es necesaria para la perpetuación de esta especie.

La fecundación cruzada es imprescindible cuando existen individuos machos e individuos hembras. En los cestodos esta separación de sexos se encuentra limitada al género *Dioicocestus*, un parásito del colimbo y del ibis (Fig. 14.2), aunque existen anomalías entre miembros de otros géneros.

Durante el desarrollo y maduración del aparato reproductor, las tenias presentan un hermafroditismo protándrico, esto es, en los proglótides maduros, los órganos masculinos se hacen funcionales antes que los órganos femeninos. Asimismo, existen estados asexuales e "intersexuales", lo que constituye un interesante campo de investigación.

Tejidos del cuerpo

Los principales tejidos del cuerpo (las estructuras osmorreguladoras, los aparatos reproductores y el sistema nervioso) de todas las tenias son en esencia iguales, excepto en algunos taxones, en los que se aprecian diferencias morfológicas, por lo que serán estudiados conjuntamente, en lugar de hacerlo individualmente con cada grupo taxonómico.

Pared del cuerpo. Cuando se observa con microscopio óptico la pared del cuerpo de los cestodos, se puede apreciar que está formada por varias capas (Fig. 14.3). La capa más externa del

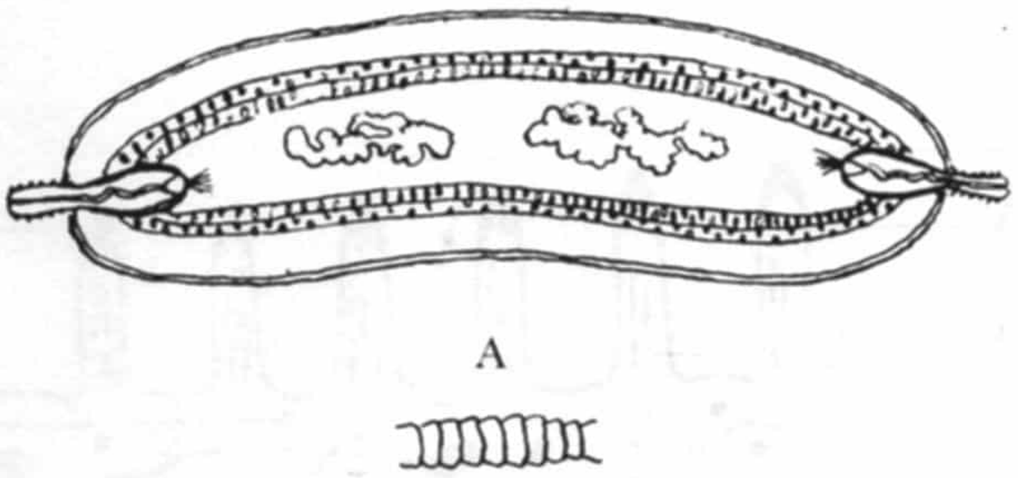


Fig. 14.2. *Dioicocestus acotylus.* **A.** Sección transversal de un proglótide de macho. Los cuerpos irregulares dibujados en el centro representan los testículos. **B.** Vista ventral de dos proglótides de una hembra. Los cuerpos iregulares dibujados en la parte media de los proglótides representan los ovarios. (Copiado de Fuhrmann, 1932.)

cuerpo, normalmente llamada cutícula, es más apropiado designarla como tegumento. Esta capa es más o menos transparente y no posee poros visibles.

Cuando se estudia con microscopio electrónico, pueden observarse unas minúsculas proyecciones, conocidas como microtriquias o microvellosidades, que emergen de la membrana limitante más externa del tegumento (Fig. 14.4). Las dimensiones de estas proyecciones dependen de la especie y de su localización. Por ejemplo, las encontradas en el estróbilo de *Hymenolepis diminuta* tienen 750 mm de longitud, mientras que las de *Calliobothrium* y *Lacistorhynchus* pueden alcanzar 2 μ de longitud (Lumsden, 1966). Rothman (1963) ha sugerido que la porción distal de cada microtriquia, que es sólida, tiene dos funciones: (1) puede actuar como mecanismo de resistencia que se opone a la corriente intestinal, ya que la superficie corporal está en íntimo contacto con las microvellosidades de los bordes estriados de las células que tapizan el intestino delgado del hospedador; y (2) puede agitar su microhábitat adyacente, moviendo ligeramente el fluido intestinal para que los materiales nutritivos y productos de desecho estén en continuo flujo. La

Fig. 14.3. Superficie del cuerpo de un cestodo observada con el microscopio óptico. LB, lamela basal; MC, músculos circulares; ML, músculos longitudinales; PA, parénquima; CS, células subtegumentarias; TE, tegumento.

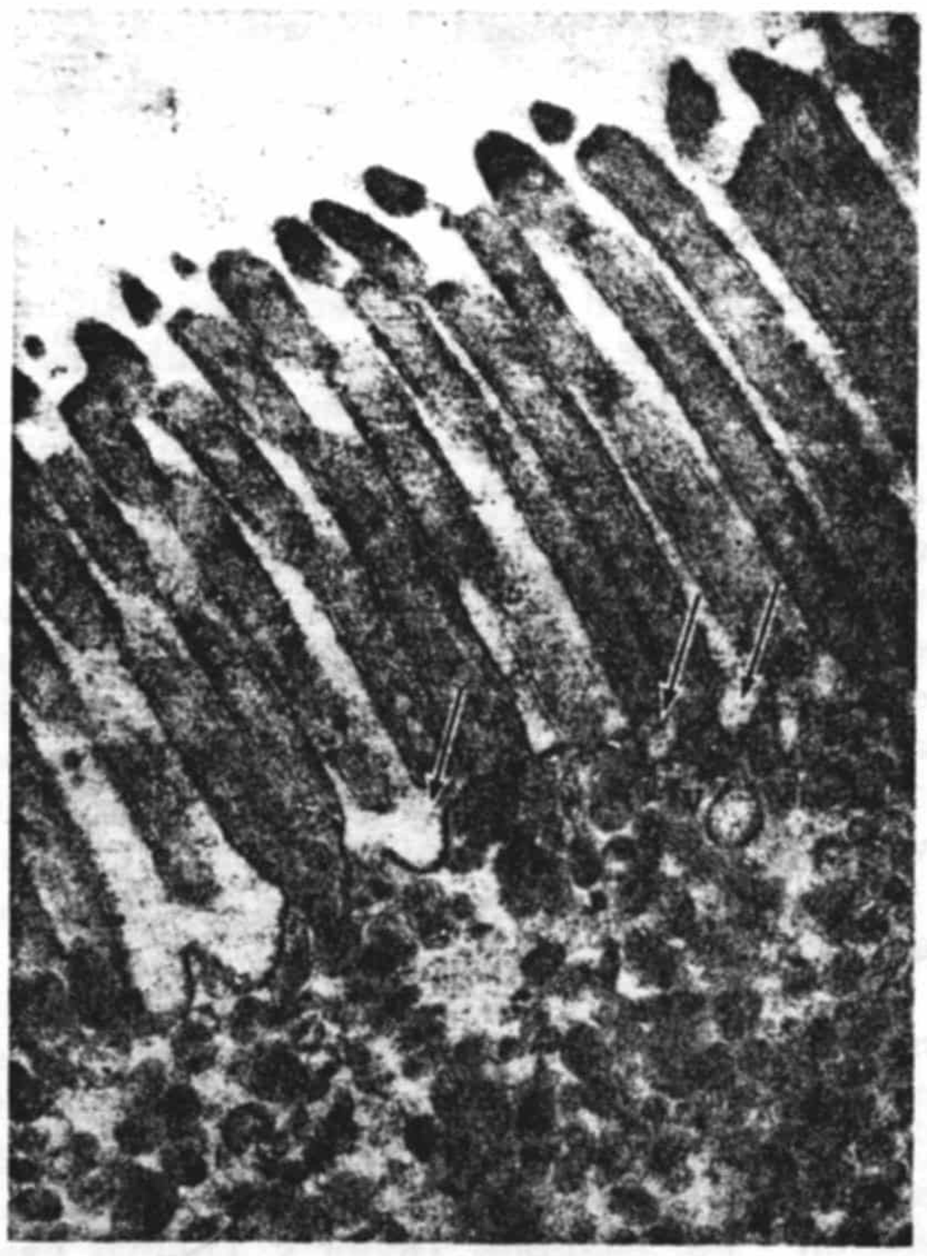


Fig. 14.4. Microvellosidades de cestodo. Micrografía electrónica de la superficie del cuerpo del adulto de *Lacistorhynchus tenuis*, un parásito en las valvas espirales de la lija, *Mustelus canis*, que muestra las microvellosidades. Nótese la relación existente entre ciertas vesículas desnivel externo del tegumento y las criptas (flechas) situadas en las bases de las microvellosidades, lo que sugiere que estas vesículas son endocitóticas. × 24 000. V, vesícula. (Según Lumsden, 1966.)

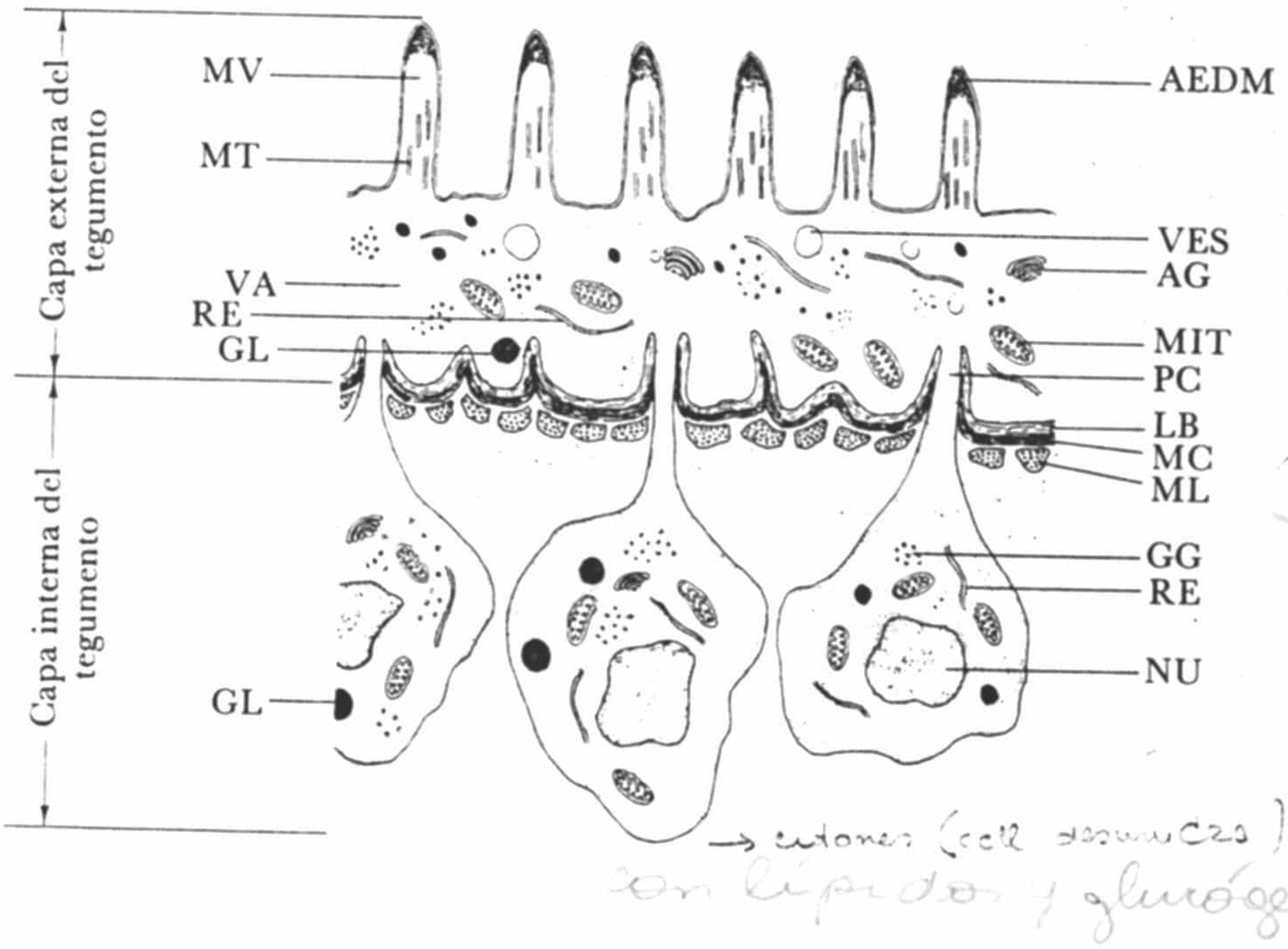


Fig. 14.5. Dibujo esquemático de la estructura fina del tegumento de cestodos que muestra los niveles externos e internos. LB, lamela basal; PC, puente citoplasmático; MC, músculos circulares; AEDM, ápice electróndenso de la microvellosidad; GG, gránulos de glucógeno; GL, gotitas de lípidos; RE, retículo endoplásmico; AG, aparato de Golgi; ML, músculo longitudinal; MIT, mitocondria; MT, microtúbulo; MV, microvellosidad; NU, núcleo; VA, vacuola; VES, vesícula.

porción proximal de cada microtriquia está medulada y puede actuar como área de absorción.

La capa citoplasmática de la que emergen las microvellosidades es un sincitio. Esta capa recibe el nombre de nivel externo del tegumento o citoplasma distal (Fig. 14.5). Contiene un gran número de estructuras y orgánulos de diferente densidad electrónica; así, se ha constatado la existencia de mitocondrias, aparato de Golgi, ribosomas y retículo endoplásmico. Asimismo, se encuentran con frecuencia un gran número de vacuolas, vesículas y orgánulos rabditiformes. En esta zona puede haber también gránulos de glucógeno en muchas especies.

Se ha encontrado un cierto número de enzimas que están asociadas con varios orgánulos embebidos en la capa externa del tegumento (Tabla 14.1). Son de especial interés aquéllas que están incluidas en la llamada "membrana de digestión". Por ejemplo, Taylor y Thomas han demostrado que la presencia de segmentos viables de especies como *Hymenolepis diminuta*, *H. microstoma* y *Moniezia expansa*, incrementa la velocidad de hidrólisis del almidón por parte de la α-amilasa *"in vitro"*. Se piensa que ciertas moléculas, entre las que se encuentran las enzimas, secretadas por la capa externa del tegumento del cestodo, participan en este tipo de "membranas de digestión" que, indudablemente, es de gran utilidad para el parásito.

Hay que hacer notar que algunas de las vesículas encontradas en la capa externa del tegumento se cree que son vesículas pinocitóticas o endocitóticas, es decir, que sirven para captar moléculas del exterior (Fig. 14.5). Otras pueden ser secretoras, esto es, están encargadas del transporte de moléculas hacia el exterior (Fig. 14.6).

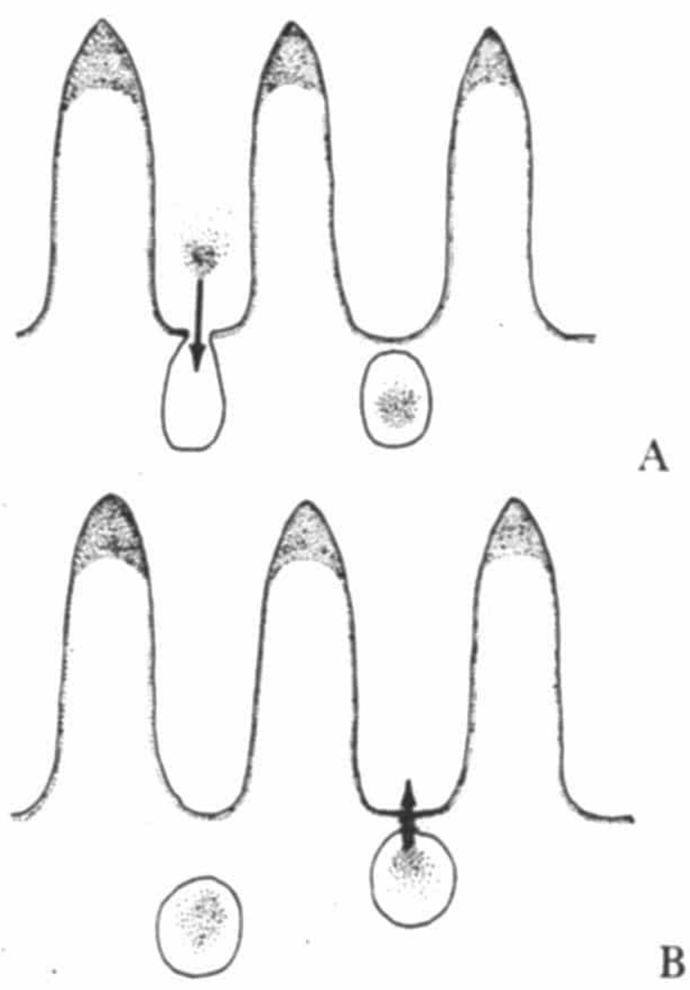


Fig. 14.6. Dibujo esquemático de vesículas endocitóticas y excretoras del tegumento de cestodos. A. Vesículas endocitóticas. **B.** Vesículas excretoras.

Tabla 14.1. *Algunas enzimas del tegumento de cestodos cuya existencia se ha demostrado por métodos histoquímicos*[a,b]

ESPECIES	FOSFATASA ALCALINA	FOSFATASA ACIDA	ESTERASA	β-GLUCURONIDASA	SUCCINICO DESHIDROGENASA	CITOCROMO OXIDASA	AMILOFOSFORILASA	TRANSGLUCOSIDASA
Anoplocephala magna	+	+	·	·	·	·	·	·
Anoplocephala perfoliata	+	+	+	·	·	·	·	·
Cysticercus bovis	+	−	·	·	·	·	·	·
Cystircercus fasciolaris	+	+	·	·	·	·	·	·
Cysticercus tenuicollis	+[c]	+[c]	·	·	·	·	·	·
Davainea proglottina	+	·	·	·	·	·	·	·
Diphyllobothrium mansoni (plerocercoide)	+	+	·	·	·	·	·	·
Dipylidium canicum	+	+	−	·	·	·	·	·
Echinococcus granulosus	+	−(+)[d]	·	·	·	·	·	·
Hydatigera (= *Taenia*) *taeniaeformis*	+	+	+	·	+	·	·	·
Hymenolepis citelli	+	−	+	·	+	·	·	·
Hymenolepis diminuta (cisticercoide)	·	·	·	·	+	·	·	·
Hymenolepis diminuta	+	+	+(−)[d]	−	−	+	−	−
Hymenolepis microstoma	+	+	+	·	+	·	·	·
Hymenolepis nana	+	+	−	−	+	+	−	−
Hymenolepis nana (cisticercoide)	·	·	·	·	+	·	·	·
Ligula intestinalis (plerocercoide)	+	+	−	·	·	·	·	·
Ligula intestinalis	+	+	−	·	·	·	·	·
Moniezia benedeni	+	+	·	·	·	·	·	·
Moniezia expansa	+	+	·	·	·	·	·	·
Multiceps serialis	+	·	·	·	·	·	·	·
Raillietina cesticullus	+	·	·	·	·	·	·	·
Taenia pisiformis	+	+	·	·	·	·	·	·
Taenia pisiformis (cisticerco)	+[c]	+[c]	·	·	·	·	·	·
Taeniarhynchus saginatus	+	·	·	·	·	·	·	·

[a] Datos recopilados por Smyth, 1969.
[b] +, presente; −, ausente; ·, no examinado.
[c] Demostrado sólo por métodos bioquímicos.
[d] Datos dudosos.

La capa externa del tegumento está unida a la capa interna mediante un puente citoplasmático (Fig. 14.5). A diferencia de la capa externa, la capa interna está constituida por unas células desunidas que reciben el nombre de citones o citoplasma perinuclear. Estas grandes células poseen un prominente núcleo, así como otros orgánulos como mitocondrias, aparato de Golgi, retículo endoplásmico, ribosomas y algunas vesículas. El número de vesículas es, sin embargo, mucho menor que en el nivel externo. Estos citones son ricos en depósitos de glucógeno y a menudo poseen glóbulos lipídicos (Fig. 14.7).

Inmediatamente debajo de la capa externa del tegumento se encuentra una capa de tejido conectivo que recibe el nombre de lámina basal (Fig. 14.5). Entremezclados con las fibras pueden existir vacuolas y gránulos de densidad electrónica variable.

Por debajo de la lámina basal se encuentra la

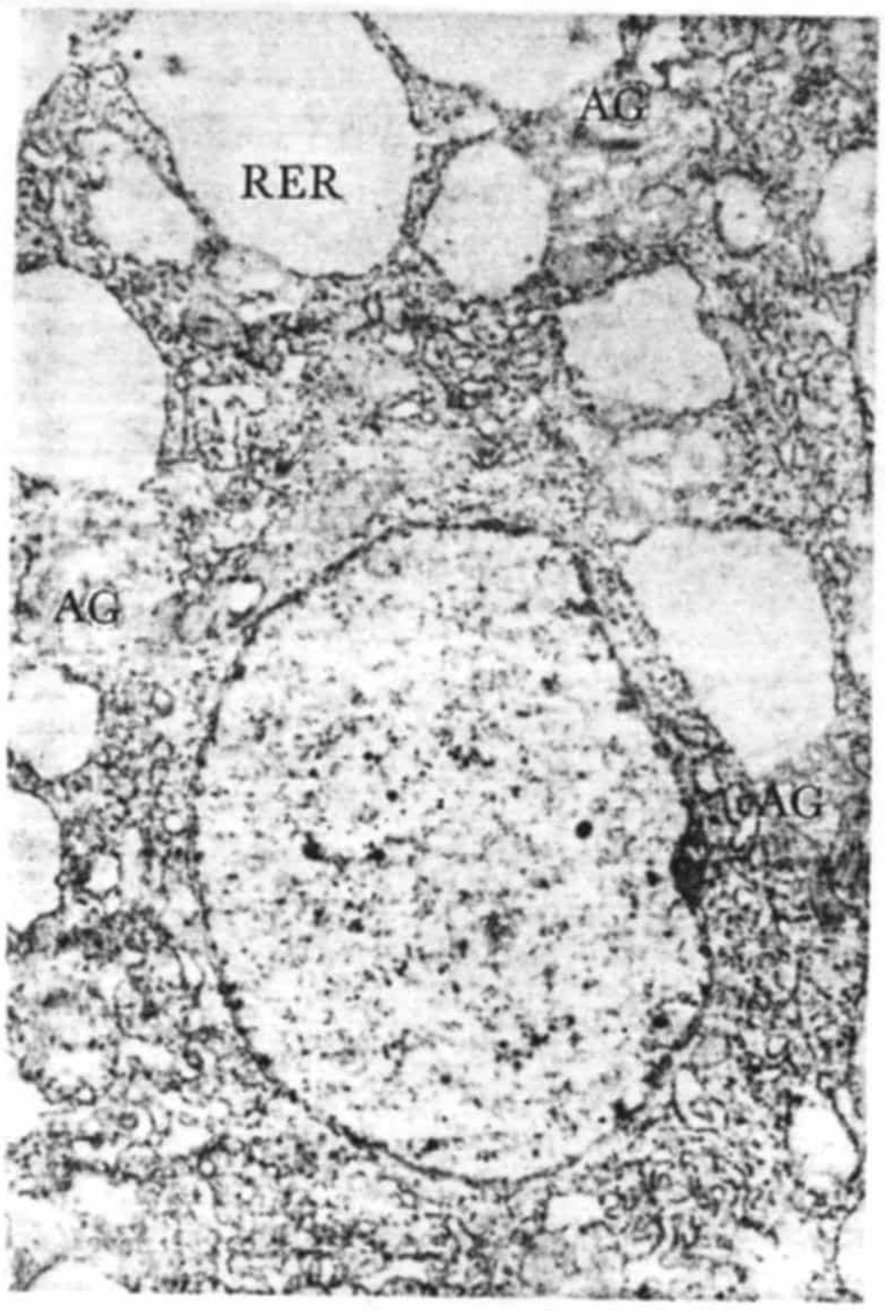


Fig. 14.7. Citón del tegumento de cestodos. Micrografía electrónica que muestra una parte de un citón del estróbilo anterior de *Hymenolepis diminuta*. El citoplasma perinuclear incluye retículo endoplásmico rugoso, ribosomas libres y glucógeno. Adyacentes al aparato de Golgi, las cisternas del retículo endoplásmico suelen estar dilatadas y encierran un material amorfo de baja densidad electrónica. × 14 000. RER, retículo endoplásmico rugoso; AG, aparato de Golgi. (Según Lumsden, 1966.)

musculatura de la pared corporal que se dispone en dos capas: la capa externa dispuesta circular o transversalmente, y la interna orientada longitudinalmente.

Debajo de los músculos de la pared del cuerpo se encuentra una capa fina de células neuromusculares. Estas células tienen forma estrellada y su citoplasma posee prolongaciones que se unen con las de células vecinas y con delgadas fibras nerviosas del sistema nervioso.

Parénquima. El área limitada por la pared del cuerpo está rellena, excepción hecha de los órganos reproductores, estructuras osmorreguladoras, fibras musculares y tejido nervioso, de un tejido esponjoso que recibe el nombre de parénquima: Aunque la histología de este tejido precisa un estudio más detallado, se sabe que existen células sincitiales que se disponen en forma de retículo. En los animales vivos, los espacios intercelulares se encuentran rellenos de líquido. Las células parenquimatosas y los espacios, hasta cierto punto, son centros de síntesis y almacenamiento de glucógeno.

Músculos del parénquima. La existencia de una musculatura en el parénquima, distinta de la musculatura de la pared del cuerpo, es una característica de los cestodos, ya que en los trematodos, cestodarios y turbelarios no existen músculos parenquimáticos. Algunas de estas células musculares, largas y bipolares, se dispo-nen longitudinalmente en un círculo situado en el parénquima en un punto equidistante, aproximadamente, de la pared del cuerpo y del eje imaginario del mismo; de esta forma, el parénquima queda dividido en una zona cortical externa y otra medular interna (Fig. 14.8). La célula muscular queda rodeada por los haces de fibras que se originan en estas células. El otro tipo de músculos parenquimáticos se dispone circularmente y delimita la superficie interna de los músculos longitudinales; uno de los grupos se extiende de un borde lateral del cuerpo al otro, en su mitad dorsal, mientras que el otro grupo está orientado de la misma manera en la mitad

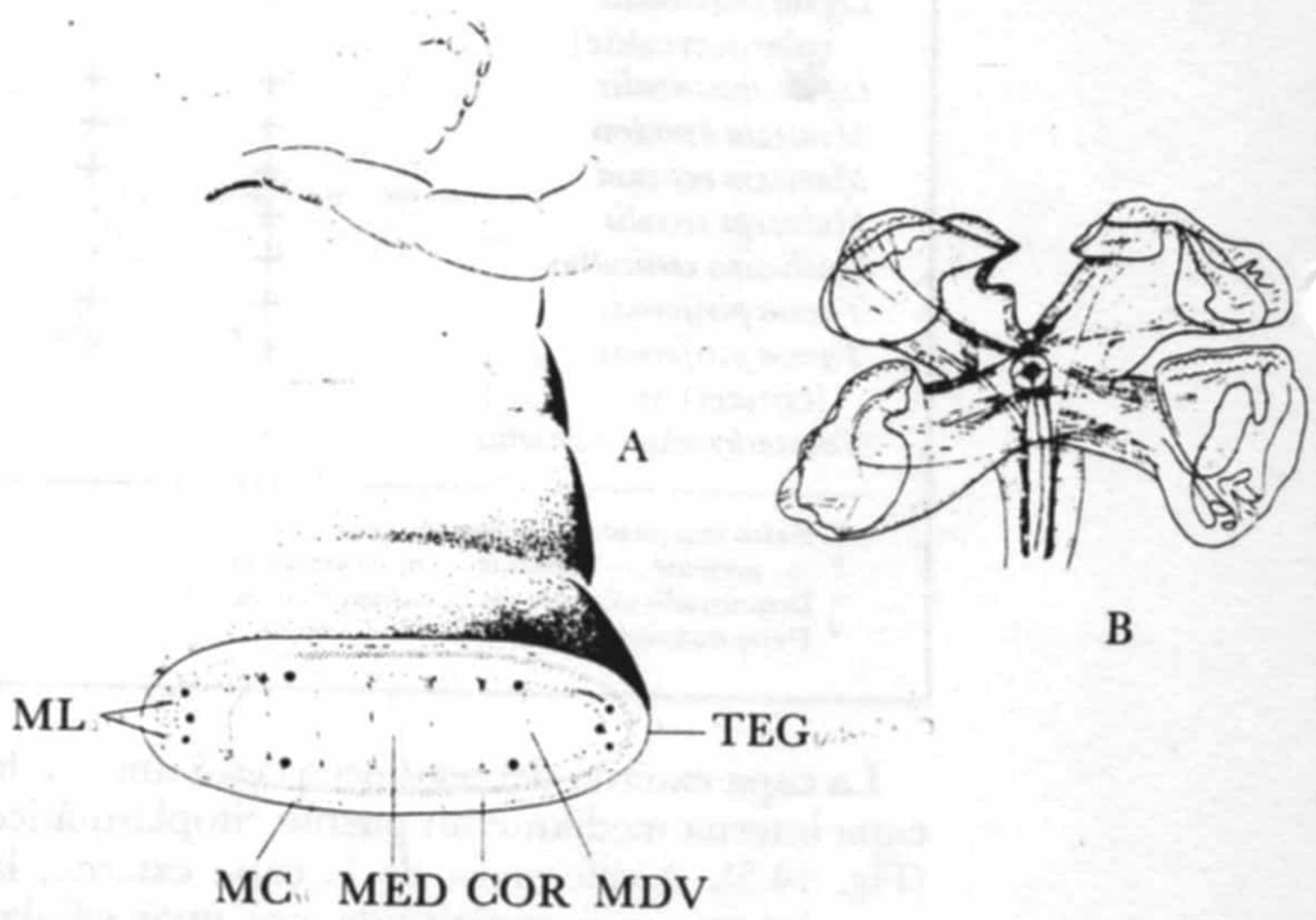


Fig. 14.8. Estructura de una tenia. A. Corte transversal de un proglótide en el que se observa la situación del parénquima cortical y medular. **B.** Apéndice de fijación extendido de *Anthobothrium auriculatum* con una serie de fibras musculares entrecruzadas. MC, músculos circulares; COR, parénquima cortical; MDV, músculos dorso-ventrales; ML, músculos longitudinales; MED, parénquima medular; TEG, tegumento. (Copiado de Ress, 1943.)

Tabla 14.2. *Oligoelementos de los corpúsculos calcáreos de* Echinoccocus granulosus *determinados mediante análisis espectroscópicos*[a]

	EJEMPLARES DE		
	CHILE	NUEVA ZELANDA	LIBANO
Aluminio	+	+	+
Boro	—	—	—
Cadmio	+	+	+
Cobre	—	—	—
Hierro	+	+	+
Plomo	—	—	—
Manganeso	—	+	+
Níquel	+	+	+
Sodio	+	+	+
Estroncio	+	+	+
Estaño	—	—	—
Titanio	+	+	+

[a] Datos según von Brand y otros, 1965.
[b] +, Presente; —, ausente.

lares. La base orgánica está compuesta por DNA, RNA, proteínas, glucógeno, fosfatasa alcalina y por un polisacárido del tipo del ácido hialurónico. Los materiales inorgánicos presentes son principalmente calcio, magnesio, fósforo y anhídrido carbónico, y también los oligoelementos recogidos en la Tabla 14.2.

Los estudios con microscopio electrónico han revelado que los corpúsculos se forman en el interior de la célula y se disponen en lamelas concéntricas (von Brand y col., 1960; Scott y col., 1962). El contenido mineral es amorfo, pero puede transformarse en cristalino por calentamiento (Fig. 14.9).

Las funciones de los corpúsculos calcáreos no son del todo conocidas. Von Brand y col. (1960), basándose en que los corpúsculos desaparecen antes en ausencia que en presencia de oxígeno, han sugerido que una de sus funciones es la de actuar como tampón frente a los ácidos producidos anaerobiamente. También se ha opinado que pueden actuar como reservorio de iones inorgánicos. Si esto es cierto, las tenias pueden obtener anhídrido carbónico de los corpúsculos por fijación, conseguir iones magnesio, que se sabe que intervienen en la catálisis de algunas reacciones de la vía glicolítica de Embden-

ventral. Los dos manojos, que tienen forma de arco, encierran el parénquima medular. Los músculos dispuestos circularmente se colocan por debajo de los longitudinales, y ambos se insertan en el tegumento mediante delgadas prolongaciones citoplasmáticas.

Los músculos más complejos del cuerpo de las tenias son los que controlan las estructuras de fijación del escólex. Básicamente, consisten en una serie de fibras musculares entrelazadas adheridas a la superficie interna de las ventosas, lo que permite la contracción de estas zonas (Fig. 14.8). Son, éstos, músculos subtegumentarios especializados que no tienen relación alguna con la musculatura parenquimática.

Corpúsculos calcáreos. Muchas especies de cestodos, y algunas de trematodos, contienen un gran número de concreciones en su parénquima. Estas concreciones reciben el nombre de corpúsculos calcáreos y son cuerpos esféricos especialmente visibles en las formas larvarias; están constituidos por una base orgánica rodeada por materiales inorgánicos. Un gran número de investigadores (von Brand y col., 1960, 1965a,b; von Brand y Winbach, 1965; Scott y col., 1962; y otros) han intentado averiguar la composición química de estos cuerpos refractarios y no celu-

Fig. 14.9. Micrografía electrónica de un corpúsculo de KOH aislado. × 5000. (Según Scott y col., 1962.)

Tabla 14.3. *Incorporación de ortofosfato inorgánico* (P^{32}) *a corpúsculos calcáreos aislados de* Hydatigera taeniaeformis[a]

	6°C		37°C	
TIEMPO (MIN)	RADIACTIVIDAD (CPM/MG PESO SECO)	CAPTURA DE P_i (μ MOLES)	RADIACTIVIDAD (CPM/MG PESO SECO)	CAPTURA DE P_i (μ MOLES)
0	$2,5 \times 10^3$	2,6	$3,1 \times 10^3$	2,3
5	3,6	4,2	5,0	5,0
10	4,6	4,4	5,9	5,2
15	4,5	4,8	5,3	5,1
60	6,3	5,9	6,5	6,5
120	6,2	6,3	8,2	7,6

[a] Datos según von Brand y Weinbach, 1965.

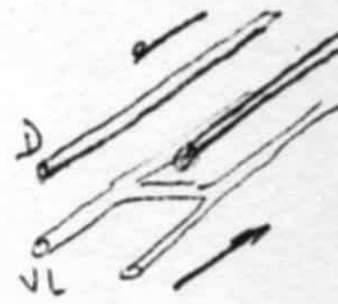
Meyenhorf (pág. 74), y obtener los fosfatos utilizados en la ruta fosforilativa.

Es interesante hacer constar que Smyth (1967) ha comunicado que la primera indicación de la formación de proglótides en *Echinoccocus* es una disminución gradual del número de corpúsculos calcáreos, aunque vuelven a aparecer cuando se desarrolla el tercer proglótide. Esto puede significar que durante esta fase del desarrollo se utilizan los iones y moléculas allí almacenados.

Los experimentos de von Brand y Weinbach (1965) con *Hydatigera taeniaeformis* han demostrado que cuando estos gusanos se exponen a P^{32} tiene lugar una rápida acumulación de fósforo radiactivo en los corpúsculos calcáreos. Es probable que este fenómeno, generado por la difusión, esté influenciado por la presencia de iones sodio y de anhídrido carbónico (Tabla 14.3).

El sistema osmorregulador. El sistema osmorregulador (también llamado sistema excretor) de los cestodos es muy parecido al sistema protonefridial encontrado en los trematosos (página 384). Con objeto de familiarizar al lector con la terminología, pasamos a describir el sistema típico de los ciclofilideos.

Los estróbilos están recorridos en toda su longitud por cuatro canales colectores principales; los dos canales ventrales están situados ventrolateralmente, mientras que los dos dorsales lo están dorsolateralmente. Todos estos canales están situados en la zona periférica del parénquima medular. Un único canal transversal conecta los dos canales ventrales con el extremo posterior de cada proglótide. Los vasos ventrales transportan el agua lejos del escólex, mientras que los vasos dorsales lo hacen en dirección contraria. Dentro del escólex, los cuatro canales longitudinales pueden estar unidos por una red de canales, unidos por un único vaso en forma de anillo, o bien los canales ventral y dorsal de cada lado están unidos mediante una conexión simple, sin que tenga lugar, aparentemente, ningún intercambio entre los dos lados (Fig. 14.10).



A lo largo de los canales ventrales existen túbulos secundarios que proceden de aquéllos, y que a su vez pueden originar túbulos terciarios. En el extremo libre de estos túbulos terminales existen células en llama que, por lo general, están dispuestas en grupos de cuatro. Cada célula en llama tiene forma de estrella, con un solo núcleo y el citoplasma granuloso (Fig. 14.10). La "llama" es en realidad un grupo de cilios que surgen de una lámina basal cóncava localizada cerca del núcleo de la célula. Los cilios, que tienen sus fibrillas ordenadas según el modelo clásico de 9-2, están rodeadas por la expansión, en forma de embudo, del extremo libre del túbulo. El agua es recogida por las células en llama, de donde pasa a los túbulos, y de ahí a los tubos principales.

En los gusanos jóvenes existe una vesícula excretora localizada en el último proglótide, en la que desaguan los tubos ventrales. Sin embargo, cuando la región del cuello produce nuevos proglótides, los viejos son desplazados hacia atrás, y en ocasiones el segmento que contiene la vesícula se rompe. Así, en los individuos más viejos, los extremos finales de los tubos desaguan independientemente al exterior.

En ciertas especies de tenias el sistema osmorregulador es más complicado que el que se ha descrito aquí. Por ejemplo, en los pseudofilídidos

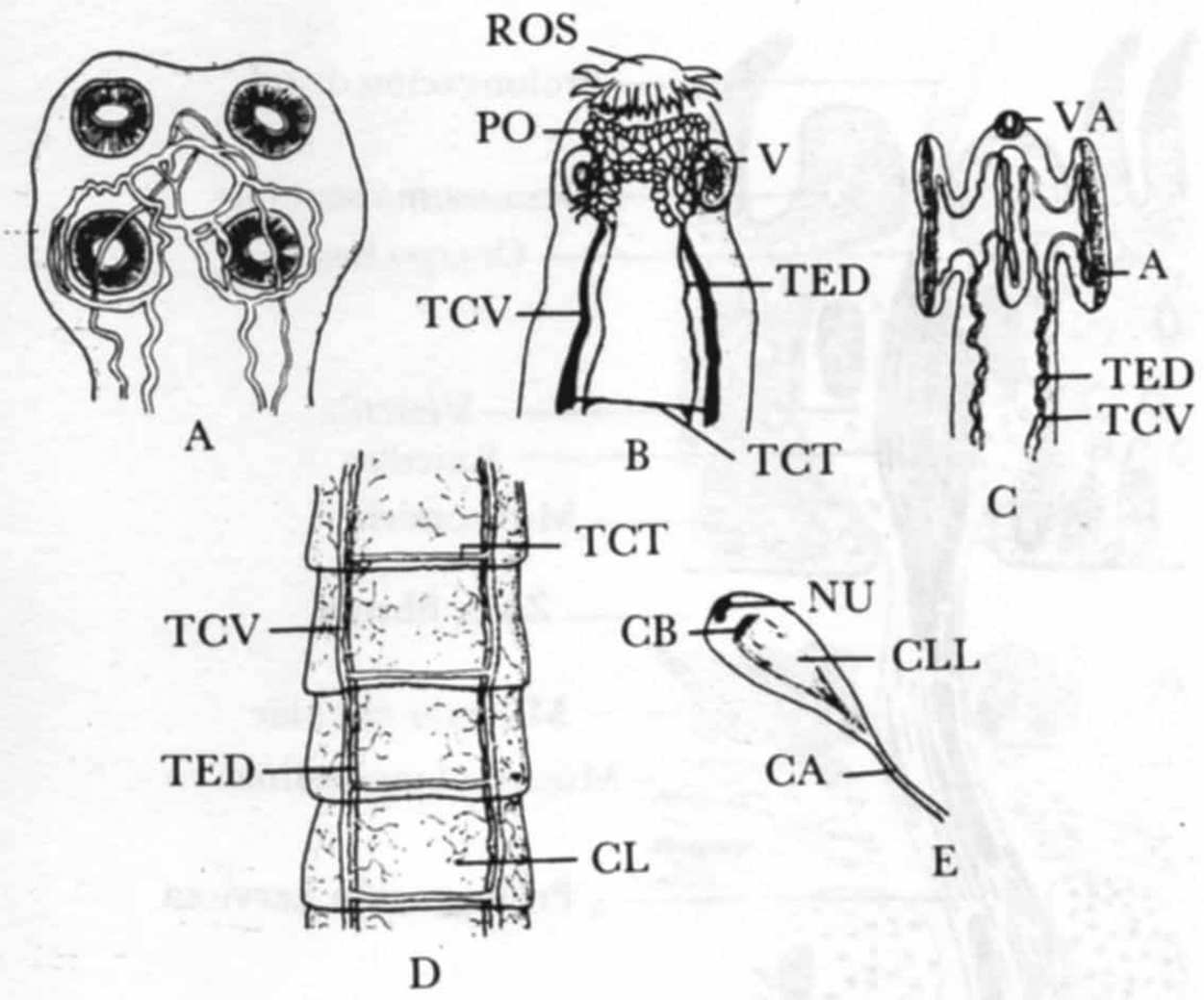


Fig. 14.10. Morfología del sistema osmorregulador (o excretor) de los cestodos. A. Escólex de *Protocephalus torulosus* con conexión del tipo de anillo único entre los canales osmorreguladores. (Copiado de Wagner, 1917.) **B.** Escólex de *Taenia* con plexo osmorregulador de tipo retículo. (Copiado de Riehm, 1881.) **C.** Escólex de *Echeneibothrium* que muestra la conexión por asa lateral de los canales osmorreguladores. (Copiado de Hyman, 1951.) **D.** Canales osmorreguladores en proglótides consecutivos. **E.** Célula en llama sencilla. VA, ventosa anterior; CB, cuerpos basales; CA, capilar; TED, Túbulos excretores dorsales; CL, célula en llama; CLL, cilios o "llama"; A, asa de túbulo colector en el interior del botridio; NU, núcleo; PO, plexo osmorregulador; ROS, rostelo; V, ventosa; TCT, túbulo colector transversal; TCV, túbulo colector ventral.

Ligula y *Schistocephalus*, hay una compleja red de vasos localizada en el parénquima cortical, además de los canales longitudinales principales, que en estas especies son dieciséis.

El sistema nervioso. El sistema nervioso de los cestodos es bastante complicado, si tenemos en cuenta la falta de coordinación que presentan estos animales. El movimiento "coordinado" más llamativo que efectúan las tenias es la contracción del cuerpo cuando se las coloca en agua de grifo, por ejemplo.

Debido a la ausencia de una vaina delimitante de las fibras nerviosas en los cestodos, el estudio de la neuroanatomía de estos animales era muy difícil hasta el hallazgo de técnicas histoquímicas basadas en la colinesterasa. Ahora, mediante el empleo de esta enzima como marcador, el sistema nervioso de las tenias puede ser investigado con mayor facilidad.

El "cerebro" está situado en el escólex y es más o menos rectangular (Fig. 14.11). Existen dos grandes troncos nerviosos en el cuerpo que se extienden posteriormente a lo largo de toda la longitud del estróbilo. Dos troncos nerviosos más cortos se extienden anteriormente, e inervan los tejidos anteriores al "cerebro". El lado anterior más largo del rectángulo es la comisura anterior, mientras que el lado posterior más largo del rectángulo es la comisura posterior. El rectángulo en sí recibe el nombre de ganglio cefálico. Existen modificaciones de este modelo. En *Grillotia erinaceus*, por ejemplo, existen dos comisuras anteriores (o comisura fragmentada), y los troncos nerviosos anterior y posterior abandonan el complejo ganglionar formando un ángulo de 45°.

Los nervios se extienden desde el "cerebro" o masa cerebral ganglionar hasta los músculos, tegumento y aparato reproductor.

Un gran número de investigadores, entre los que se encuentran Lee y col. (1963), han demostrado la existencia de terminaciones nerviosas sensitivas en el tegumento de los cestodos. Los estudios con microscopio electrónico han revelado que estas terminaciones son morfológicamente parecidas a las de otros invertebrados. Cada terminación nerviosa tiene forma de bulbo y el extremo distal se proyecta más allá de la

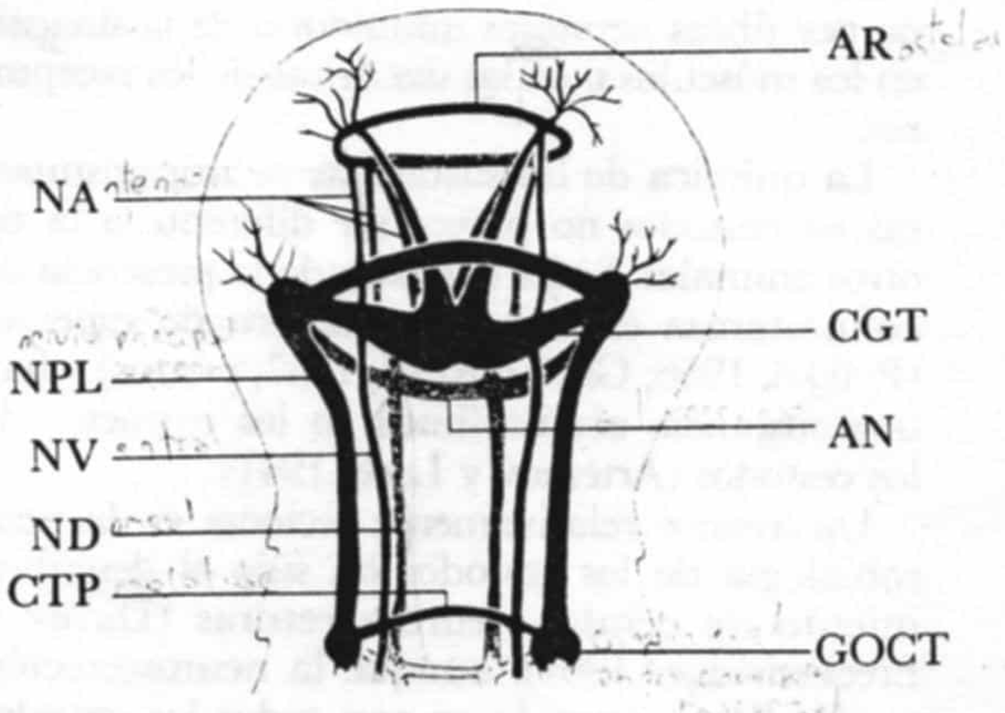


Fig. 14.11. Cerebro de cestodo. Sistema nervioso en el extremo anterior de *Moniezia*. NA, nervio anterior; ND, nervio dorsal; GOCT, ganglio en el origen de la comisura transversal; NPL, nervio principal lateral; AN, anillo nervioso; AR, anillo rostelar; CTP, comisura transversal en un proglótide; NV, nervio ventral. (Copiado de Tower, 1900.)

superficie del tegumento (Morseth, 1967) (Fig. 14.12).

Dado que las tenias adultas están fijadas permanentemente a la mucosa intestinal del hospedador mediante sus escólices, los músculos asociados con las ventosas y con otras estructuras de fijación deben estar en permanente contracción. Se cree que ello es posible merced a la presencia de receptores especializados llamados "receptores de alargamiento o elongación" (Rees, 1966). Estas entidades nerviosas tienen sus dendritas profundamente enclavadas en la masa muscular, con lo que la elongación o acortamiento de las fibras musculares produce deformaciones de las terminaciones dendríticas, lo que origina cambios en la frecuencia sensorial. El mecanismo funcional exacto que gobierna estos "receptores de alargamiento o elongación" es aún desconocido; sin embargo, Rees ha propuesto el siguiente: (1) Los receptores tegumentarios de la tenia se estimulan al entrar en contacto con la superficie intestinal del hospedador y el estímulo se transmite al sistema nervioso central; desde allí, y mediante las fibras nerviosas motoras, llega a los órganos de fijación. (2) Los órganos fijadores se contraen y se fijan. (3) La contracción del músculo deforma a las dendritas del "receptor de elongación", iniciándose así un impulso que es transmitido al nervio. (4) Mientras que el órgano de fijación permanece adherido, el estímulo persiste y el músculo permanece contraído. Además, la acción puede ser modulada por fibras nerviosas inhibidoras de la sinapsis en los músculos o en las dendritas de los receptores.

La química de las sustancias neurotransmisoras en cestodos no parece ser diferente a la de otros animales. Se ha demostrado la presencia de colinesterasa en un gran número de especies (Pylkkö, 1956; Graff y Read, 1967; y otros) y hay una sustancia acetilcolínica en los extractos de los cestodos (Artemov y Lure, 1941).

Un avance relativamente reciente en la neurobiología de los cestodos ha sido el descubrimiento de células neurosecretoras (Davey y Breckenridge, 1967), aunque la neurosecreción es algo bien conocido en casi todas las grandes clases de invertebrados de vida libre. En *Hymenolepis diminuta*, estas células, que tienen forma de estrella, se encuentran agrupadas en el rostelo. En el cisticercoide, estas células son aparentemente inactivas y no se tiñen con paraldehido-fucsina; sin embargo, cuando estas larvas son ingeridas por los roedores hospedadores, aparecen gránulos de material fucsinófilo en los axones del gusano transcurridos de 16 a 18 días después

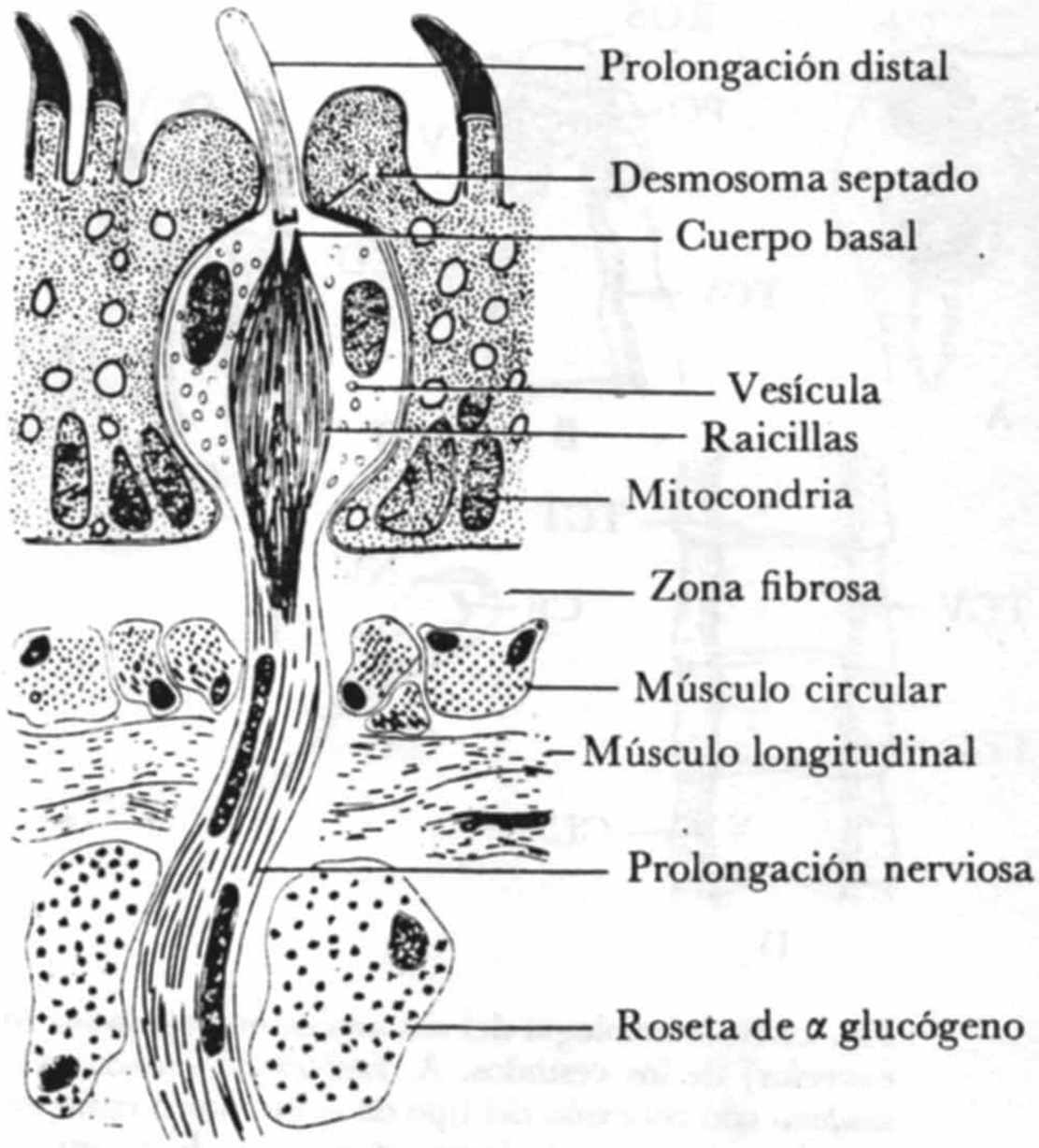


Fig. 14.12. Terminaciones nerviosas de un cestodo. Dibujo esquemático de un corte longitudinal de una terminación nerviosa en el tegumento de *Echinoccocus granulosus*. (Según Morseth, 1967.)

de la infección. Esta supuesta actividad neurosecretora cesa 40 días después de la infección. La función (o funciones) del sistema neurosecretor es aún desconocida aunque, ya que su actividad se inicia justo antes de la estrobilización, Smyth (1969a) es de la opinión de que los dos procesos están relacionados.

Aparato reproductor. El aparato reproductor de los cestodos es esencialmente el mismo que el de los trematodos digenéticos, salvo en algunos casos (Cyclophyllidea) en los que la hembra posee un útero en forma de saco ciego.

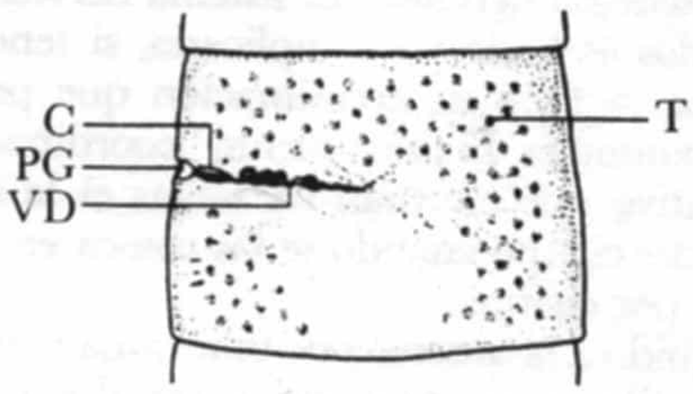


Fig. 14.13. Aparato reproductor del macho de *Taenia*. El aparato masculino y el femenino (Fig. 14.14) se encuentran en el mismo proglótide. C, bolsa del cirro que contiene el cirro; PG, poro genital; T, testículo; VD, vaso deferente.

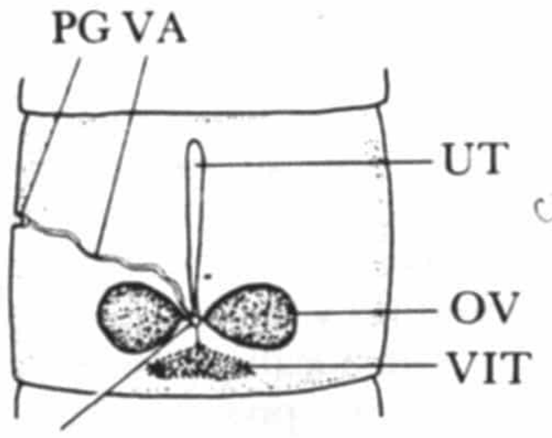


Fig. 14.14. Aparato reproductor de la hembra de *Taenia*. PG, poro genital; OV, ovario; UT, útero; VA, vagina; VIT, glándulas vitelógenas.

Sistema reproductor masculino. El sistema reproductor masculino está formado por uno o muchos testículos, situados en el parénquima medular, excepto en el caso de la familia Proteocephala, en la que los testículos están situados en el parénquima cortical (Fig. 14.13). De cada testículo surge un único vaso eferente y, si existe más de un testículo, los vasos eferentes se unen formando un vaso deferente común. En ciertas especies hay un ensanchamiento del vaso deferente (la vesícula seminal) que almacena espermatozoides. El vaso deferente penetra en el cirro, que se encuentra en el interior de la bolsa del cirro.

En algunas especies, la vesícula seminal se encuentra dentro de los límites de la bolsa del cirro y se conoce con el nombre de vesícula seminal interna; en otras se localiza fuera de la bolsa y, por ello, se le llama vesícula seminal externa; y aún en otras existen vesículas seminales externas e internas. En el interior de la bolsa del cirro hay células glandulares conocidas como glándulas prostáticas que desembocan en el cirro por medio de conductos citoplasmáticos. El cirro es protrusible y en la mayoría de los cestodos desemboca en una abertura externa común al macho y a la hembra (el poro genital) situada en la abertura superficial del atrio.

Sistema reproductor femenino. El sistema reproductor femenino está formado por un único ovario, lobulado o no, del que parte un oviducto (Fig. 14.14). El oviducto se dirige a una pequeña cámara, llamada ootipo, donde los distintos componentes del huevo son ensamblados. Otras estructuras que se dirigen al ootipo son: (1) las glándulas de Mehlis, conjunto de células que forman un complejo amorfo que rodea al ootipo; (2) el conducto vitelino común, que resulta de la unión de muchos conductos vitelinos primarios que proceden de las glándulas vitelógenas. Estas glándulas pueden ser tanto un cuerpo compacto único como numerosos folículos individuales diseminados por todo el parénquima; y (3) el conducto del receptáculo seminal, siendo este último una porción ensanchada del tubo vaginal que suele abrirse al atrio genital común.

El tubo que abandona el ootipo es el útero. En ciertos órdenes de tenias, como Pseudophyllidea, el útero se abre al exterior del cuerpo a través del poro genital. En tales casos, el proglótide forma huevos sin interrupción, expeliéndolos. En otras tenias, como en ciertos miembros del orden Cyclophyllidea, el útero es un saco ciego. Los proglótides de estas tenias llegan a estar repletos de huevos en úteros distendidos que circunstancialmente se separan del estróbilo y se rompen, permitiendo así la salida del los huevos, o los proglótides pueden permanecer intactos, conteniendo aún los huevos cuando abandonan el hospedador. En otros ciclofilideos, como *Dipylidium caninum*, la tenia del perro, el útero grávido se convierte en una serie de cápsulas, cada una de las cuales contiene de uno a sesenta huevos. Estos huevos salen fuera del hospedador en los proglótides desprendidos o en las cápsulas.

Las glándulas vitelógenas segregan sustancias que contribuyen a la formación del vitelo y de la cáscara, mientras que la función de las glándulas de Mehlis es idéntica a la ya vista en trematodos (pág. 382).

Durante la cópula, el cirro de un proglótide se introduce en la vagina (un tubo que conecta el atrio genital común con el receptáculo seminal) de otro proglótide del mismo gusano o en un proglótide de otro distinto. Los espermatozoides se almacenan en el receptáculo seminal, desde donde penetran al ootipo para llevar a cabo la fecundación. Como ya se ha indicado, parece necesaria la fecundación cruzada entre dos gusanos, al menos periódicamente, para que se produzca hibridación, protegiendo así a la especie contra los efectos deletéreos de la autofecundación.

Debe mencionarse que, aunque el ootipo es el lugar de formación del huevo en casi todas las especies, en las tenias *Hymenolepis* spp., las cubiertas que rodean al zigoto o a los blastómeros (la membrana interna, el embrióforo y la cápsula o cáscara) se depositan después de que el zigoto en división entra en el útero y no en el ootipo.

Sólo se conoce con detalle la embriología prelarvaria de cestodos por algunos casos de pseudofilideos y ciclofilideos (Rybicka, 1966). En los pseudofilideos, la división es total e igual, con un blastómero precoz que se separa y que posteriormente se aplana hacia el exterior para formar la membrana vitelina. En los ciclofilideos, la división es total y desigual.

Estudios del ciclo vital

Generalmente, los ciclos vitales de los cestodos no son tan complicados como los de los trematodos, ya que no están implicadas fases de reproducción asexual. Sin embargo, la mayoría de las tenias también requieren uno o dos hospedadores intermediarios.

Los modelos de ciclos vitales de los cestodos tienen una gran importancia filogenética, ya que a menudo indican la pertenencia de determinadas especies a órdenes específicos. Desgraciadamente, los modelos completos representativos del desarrollo de todos los órdenes de tenias siguen ignorados. Se conocen, sin embargo, los modelos de Trypanorhyncha, Tetraphyllidea, Proteocephala, Cyclophyllidea y Pseudophyllidea. Algunas de las variaciones de los ciclos vitales de los cestodos aparecen en la Tabla 14.4. Para una detallada revisión de los conocimientos actuales sobre los ciclos vitales de los cestodos, véase Voge (1967a).

Modelo de ciclo vital de los tripanorrincos. No se conoce ningún ciclo vital completo de los tripanorrincos; sin embargo, el siguiente modelo, basado en el ciclo vital de *Lacistorhynchus tenuis* comunicado por Riser (1956), nos da una idea acerca del desarrollo de este grupo.

Lacistorhynchus tenuis es un parásito intestinal del tiburón. Los huevos puestos por la tenia adulta llegan al mar y de cada huevo eclosiona una larva ciliada, el coracidio, que es ingerido por el copépodo *Tigriopus fulvius*. En el interior del hemocele del crustáceo, el estado que allí se localiza es el procercoide, forma larvaria que carece de cola. Cuando se alimenta experimentalmente al tiburón, los procercoides no se desarrollan, por lo que el ciclo vital completo es desconocido.

Modelo de ciclo vital de los tetrafilideos. Como en el caso anterior, existe poca información acerca de los ciclos vitales de los tetrafilideos. Reichenbach-Klinke (1956) ha informado que en *Acanthobothrium coronatum*, un parásito de elasmobranquios, los procercoides en desarrollo se hallan en pequeños crustáceos, mientras que el siguiente estado larvario, los plerocercoides, se localiza en las sardinas. Cuando estos plerocercoides son ingeridos por los tiburones, el adulto se desarrolla a partir de ellos. De esta información se concluye que los tetrafilideos tienen dos hospedadores intermediarios, el primero un crustáceo y el segundo un pez teleósteo.

Modelo de ciclo vital de los proteocefálidos. En el orden Proteocephala, los huevos, que contienen larvas llamadas oncosferas, abandonan el hospedador mediante sus heces y son ingeridos, generalmente, por un copépodo en el que la oncosfera se libera, penetra activamente en la pared del intestino y llega al hemocele del hospedador. En esta localización, la oncosfera se transforma en larva procercoide, que con frecuencia carece del cercómero característico, que es un pequeño apéndice caudal asociado, generalmente, con este tipo de larva. Si existe cercómero, los garfios característicos en él enclavados están a menudo ausentes. Cuando el hospedador intermediario es ingerido por un hospedador definitivo, los procercoides invaden los tejidos hepático y muscular y el epitelio intestinal, y se convierten en larvas plerocercoides con escólices invaginados. Estas larvas migran de nuevo al lumen intestinal y allí se metamorfosean a adultos.

Modelo de ciclo vital de los ciclofilideos. En los ciclofilideos, la oncosfera, también llamada embrión hexacanto, permanece pasiva en el interior del huevo o en el embrióforo no ciliado (una membrana flexible) hasta que el embrión es ingerido por un hospedador intermediario vertebrado o invertebrado. En especies que requieren un hospedador intermediario vertebrado, la oncosfera, o bien invade las microvellosidades que tapizan el intestino y se transforma en larva cisticerco, como en *Hymenolepis nana*, o bien penetra en la pared intestinal y es transportada por el torrente circulatorio a otra zona del cuerpo donde se transforma en larva cisticerco. La penetración de la oncosfera en la pared intestinal del hospedador se ve facilitada por las secreciones de unas glándulas que poseen estas oncosferas. Estas estructuras glandulares, descubiertas por Reid (1946, 1948), segregan una sustancia que actúa sobre la sustancia fundamental de la mucosa del hospedador mediante un efecto citolítico. La secreción contiene un polisacárido que no es hidrolizable por las amilasas salivares.

El cisticerco tiene forma de vejiga, en la que la parte más espesa de la pared se invagina y se transforma en un escólex.

En ciertas especies, un mismo individuo puede tener varios escólices; esta forma recibe el nombre de cenuro.

En *Echinoccocus granulosus*, las larvas poseen un tercer tipo de mecanismo de formación del escólex. En estos parásitos, los quistes hijos se forman a partir de invaginaciones de la pared de la madre, y los quistes nietos, de invaginaciones de las paredes de los quistes hijos. Las paredes de la segunda y tercera generación de quistes, a su vez, originan numerosos escólices que sobresalen, llegando a los espacios quísticos, denominados

Tabla 14.6. *Requerimientos lumínicos para la eclosión de los huevos de algunos cestodos pseudofilideos*[a]

ESPECIES DE CESTODOS	REQUERIMIENTOS LUMINICOS PARA LA ECLOSION
Dibothriocephalus latus	Esencial
D. ursi	No esencial
D. dalliae	No esencial
D. dendriticum	Esencial
D. oblongatum	¿Esencial?
Schistocephalus solidus	Esencial
Spirometra mansonoides	¿Esencial?
Triaenophorus lucii	No esencial

[a] Según Smyth, 1963.

cápsulas de incubación. Así, se forma un gran quiste, conocido con el nombre de quiste hidatídico, que encierra numerosas "cabezas", cada una de las cuales dará origen a un gusano. El quiste hidatídico suele medir unos 10 mm de diámetro* y puede dar lugar a varios miles de gusanos. Cuando el hospedador intermediario que alberga el quiste hidatídico, el cisticerco o el cenuro, es ingerido por el hospedador definitivo, cada escólex se transforma en un adulto.

En aquellas especies que requieren invertebrados como hospedadores intermediarios, normalmente artrópodos, la oncosfera se transforma en larva cisticercoide en la cavidad corporal del hospedador. La larva cisticercoide carece de ampolla pero posee un escólex invertido situado en un extremo. Cuando accede al hospedador definitivo, esta larva se transforma en adulto.

La salida de ciertas larvas de tenias, una vez que alcanzan el intestino del hospedador definitivo, recibe el nombre de desenquistamiento, ya que estas larvas se hallan cubiertas por paredes quísticas protectoras. Rothman (1959) ha demostrado que las larvas de especies como *Hymenolepis diminuta*, *H. nana*, *H. citelli* y *Oochoristica symmetrica* necesitan las sales biliares del hospedador para su activación y desenquistamiento, mientras que las larvas de *Hydatigera taeniaeformis* no las precisan. Además, las larvas de *H. taeniaeformis*, *Hymenolepis diminuta*, *H. nana* y *H. citelli* necesitan una enzima proteolítica para disolver la pared de sus quistes. Por otra parte, la temperatura del medio puede influir en el proceso de desenquistamiento. En la Tabla 14.5 se exponen los efectos de las sales biliares, pepsina, tripsina y temperatura en la desinvaginación de ciertos cestodos ciclofilideos.

Modelo de ciclo vital de los pseudofilideos. En los pseudofilideos, la oncosfera está cubierta por un embrióforo ciliado. La larva que sale del huevo es libre y nadadora, y recibe el nombre de coracidio. Los coracidios son ingeridos por el primer hospedador intermediario, que normalmente es un copépodo, y en su intestino pierden la cubierta ciliada mientras penetran en la pared del intestino. En el hemocele del copépodo se transforma en un procercoide oval y alargado que está provisto de seis garfios; estos garfios están situados en una protuberancia caudal, el cercómero. Cuando el primer hospedador intermediario es ingerido por un segundo hospedador intermediario, los procercoides se transforman en plerocercoides agusanados, cada uno de los cuales tiene un escólex invaginado en uno de sus extremos. Por último, cuando el segundo hospedador intermediario es ingerido por el hospedador definitivo, el parásito logra transformarse en adulto.

Los huevos de los pseudofilideos, que encierran los coracidios, son parecidos a los de los trematodos digenéticos, ya que, al igual que éstos, tienen un opérculo en uno de sus extremos. para que el coracidio se libere es necesario que el opérculo se abra. Los estudios en este campo han indicado que, aunque los huevos pueden eclosionar en la oscuridad en la mayoría de los pseudofilideos, algunos de ellos requieren luz. Sin embargo, en especies del mismo género o de géneros estrechamente relacionados existen diferencias respecto a sus requerimientos lumínicos. Por ejemplo, Hilliard (1960), además de confirmar el descubrimiento de Vogel de que los huevos de *Dibothriocephalus latus* necesitan luz para eclosionar, ha encontrado que la luz no es esencial en otras dos especies del mismo género: a 20°C, el 60 por 100 de los huevos de *Dibothriocephalus dalliae* y el 20 por 100 de los de *Dibothriocephalus ursi* eclosionan en la oscuridad al cabo de 31 días. Dado que tanto los huevos de *D. dalliae* como los de *D. ursi* se han encontrado en charcos fangosos y en lagos profundos, parece ser que la capacidad de los huevos para eclosionar en la oscuridad está estrechamente ligada con la supervivencia. En la Tabla 14.6 se recogen algunos datos relativos a las necesidades lumínicas para la eclosión de los huevos de pseudofilideos.

* *N. del T.*: El tamaño de un quiste es muy variable, dependiendo del tiempo, localización, hospedador, etc. En el hombre puede oscilar desde unos milímetros hasta el tamaño de la cabeza de un niño.

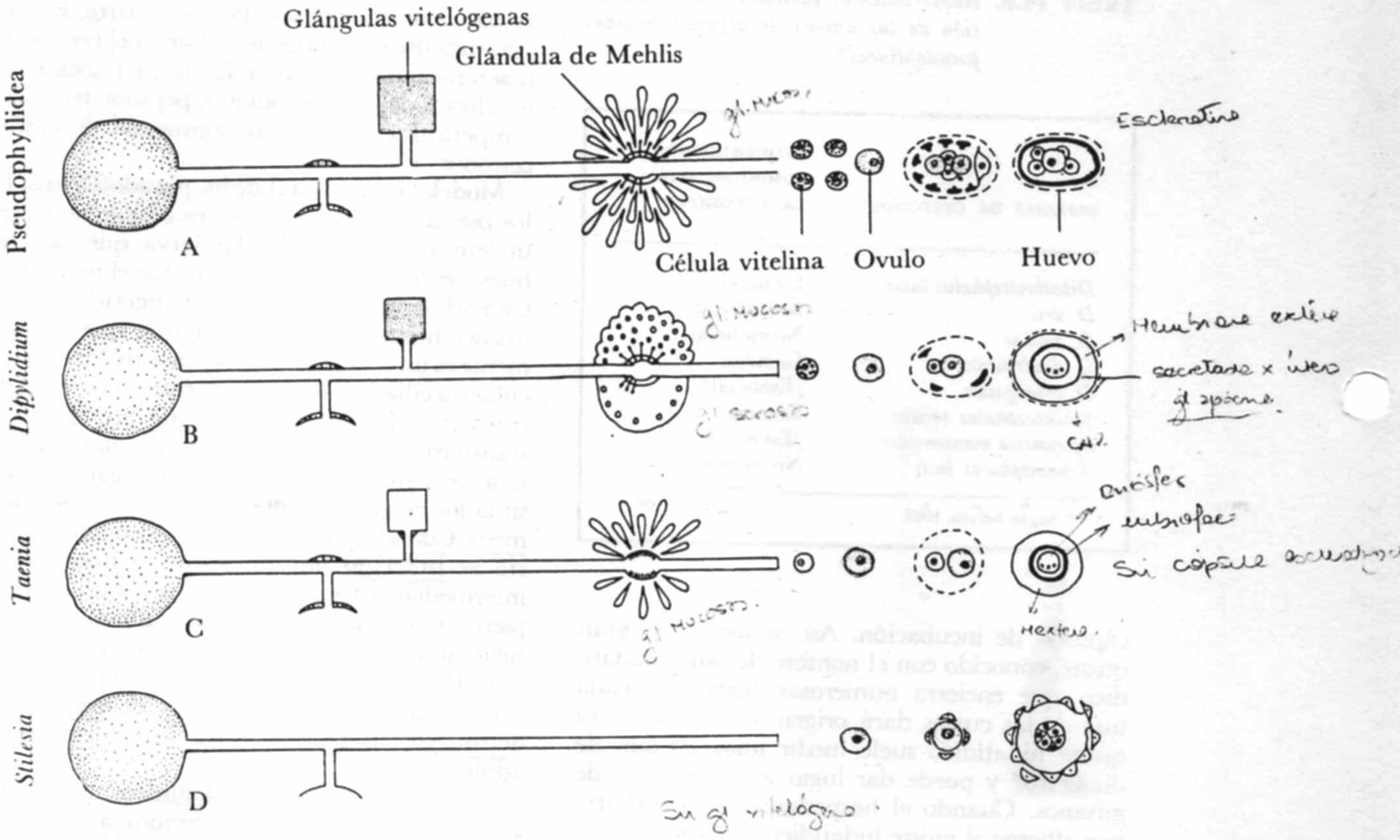


Fig. 14.15. Los cuatro tipos de sistemas de formación de huevos entre los cestodos. A. Cestodaria, Pseudophyllidea, Trypanorhyncha y Tetraphyllidea. **B.** Miembros de Cyclophyllidea, por ejemplo, *Dipylidium*. **C.** Miembros de Taeniidae, por ejemplo, *Taenia*. **D.** Miembros de Thysanomiminae, por ejemplo, *Stilesia*. Véanse las explicaciones del texto. (Modificado de Loser, 1965.)

Formación de los huevos. Existe una copiosa bibliografía acerca de los mecanismos de formación de los huevos de los cestodos, como resultado de la cual se han reconocido cuatro sistemas de formación de huevos que pasamos a considerar sucintamente. A efectos prácticos, los cuatro tipos, en idea de Smyth (1969a), se designan como (1) tipo pseudofilideo, (2) tipo *Dipylidium*, (3) tipo *Taenia* y (4) tipo *Stilesia*.

Tipo pseudofilideo. La formación de este tipo de huevos es notablemente parecida a la de los huevos de trematodos, lo cual no es sorprendente, dado que el aparato reproductor femenino de las tenias con este tipo de huevos, es decir, miembros de los órdenes Pseudophyllidea, Trypanorhyncha y Tetraphyllidea, es muy similar al de los trematodos digenéticos (Fig. 14.15).

Los óvulos que abandonan periódicamente el ovario llegan al ootipo a través del oviducto. Un esfínter muscular controla la salida de los huevos. La fecundación tiene lugar en el ootipo. Las células vitelinas maduras, que contienen los precursores del vitelo y de la cáscara, se desplazan desde las glándulas vitelógenas hasta el reservorio vitelino, donde quedan almacenadas temporalmente. Desde el reservorio vitelino, estas células pasan al ootipo, donde liberan los glóbulos precursores de la cáscara que se unen para formar la cáscara o cápsula.

Hay que recordar que existe un grupo de glándulas unicelulares, conocidas en su conjunto con el nombre de glándula de Mehlis, que rodean al ootipo. Según Löser (1965a), existen dos tipos de células glandulares: las mucosas y las serosas. La secreción mucosa forma una lamela basal que rodea al zigoto y a las células vitelinas y sobre la que se depositan los precursores de la cáscara antes mencionados. Se cree que las célu-

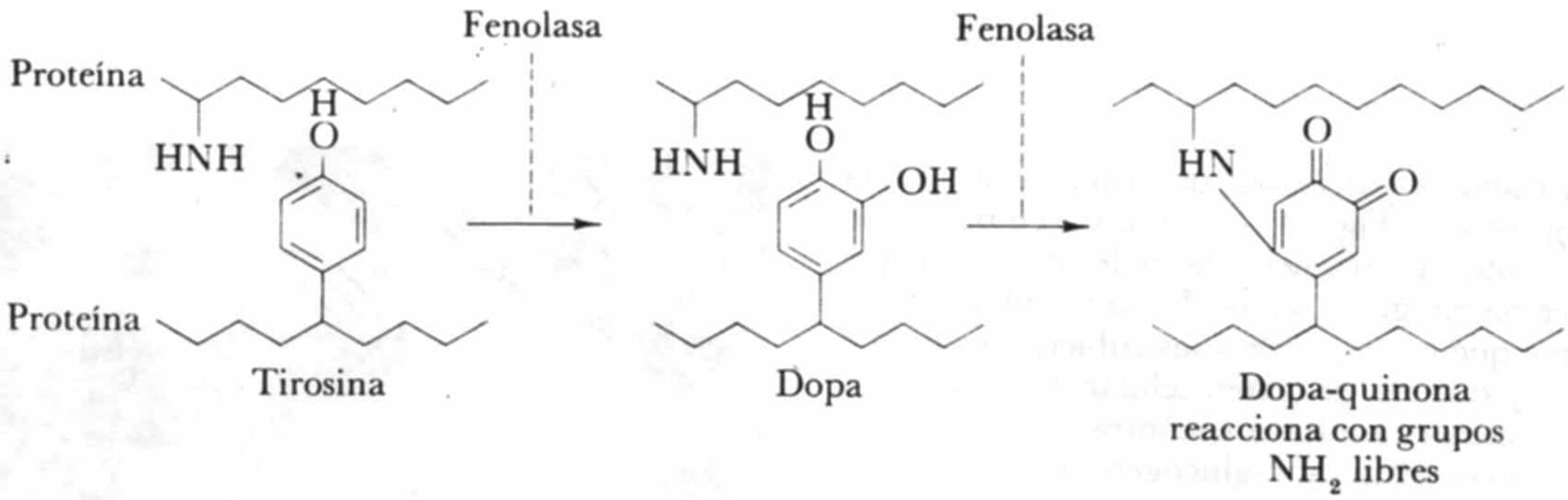


Fig. 14.16. Reacciones químicas que intervienen en el curtido por quinona.

las glandulares serosas segregan un agente tensoactivo que facilita la cohesión entre los glóbulos precursores de la cáscara.

La primera cubierta o cáscara que se forma está compuesta por una proteína muy resistente que recibe el nombre de esclerotina y que encierra al zigoto y los restos de células vitelinas que sirven de reservas vitelínicas para el desarrollo del embrión. La forma del ootipo determina la forma del huevo.

Cuando los huevos pasan por el útero, se oscurecen visiblemente; ello es debido a un proceso conocido con el nombre de curtido (Fig. 14.16). El curtido o esclerotización se realiza por medio de una *o*-quinona que deriva enzimáticamente de un *o*-fenol en presencia de oxígeno. La quinona reacciona con grupos NH_2 libres o con cadenas de proteína adyacentes formando un enlace covalente muy resistente (Fig. 14.16) y dando lugar así a una proteína estable. La serie de reacciones puede resumirse como sigue:

Fenolasa
Fenol ⟶ Quinona ↘
Proteína → Proteína ↗ Proteína curtida = Esclerotina

Como el grueso de los materiales de la cáscara procede de los precursores de la misma presentes en las células vitelinas, Brunnet (1967) ha llamado a estos precursores, preesclerotina; y, dado que químicamente están compuestos por proteínas, fenoles y fenolasas, su análisis citoquímico en los extractos de cestodos es sencillo.

El huevo completamente desarrollado del tipo pseudofilideo tiene una espesa capa de esclerotina, frecuentemente con un opérculo, a modo de tapadera, en el extremo.

Tipo Dipylidium. Este tipo de huevo es característico de los miembros de los géneros *Dipylidium*, *Moniezia* e *Hymenolepis*. Además, con pocas variaciones, es típico del orden Cyclophyllidea, excepto de la familia Taeniidae y de la subfamilia Thysanosominae.

Como en el caso de los huevos del tipo pseudofilideo, la fecundación de los huevos de *Dipylidium* tiene lugar en el ootipo. Como se observa en la Fig. 14.17, existe una cubierta externa y otra interna, así como un embrióforo y una membrana oncosférica que rodea la oncosfera. Todo el huevo puede estar recubierto, o no, por una cápsula que, si existe, está por lo general poco desarrollada. La cápsula, la cubierta externa, la cubierta interna y la membrana oncosférica son las cubiertas embrionarias.

En los huevos que tienen cápsula, por ejemplo *Dipylidium*, la naturaleza química de la misma es desconocida. Por reacciones de tinción se sabe que es de esclerotina. Pence (1967), que ha examinado esta capa con microscopio electrónico y con métodos histoquímicos, ha informado que la cápsula es, con periodicidad homogénea, ácido-Schiff positiva, y cree que en su composi-

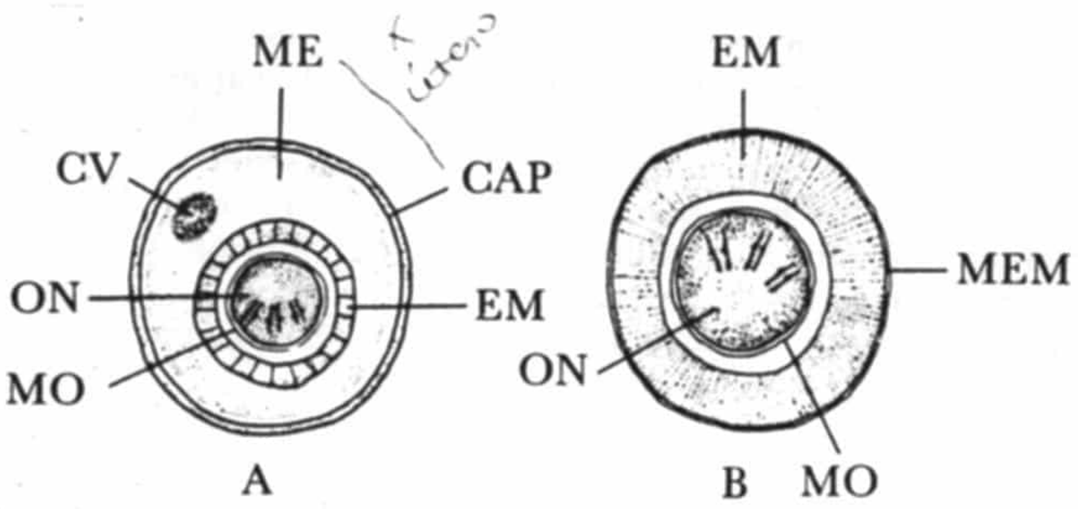


Fig. 14.17. Huevos de cestodos. A. Huevo de *Dipylidium*. **B.** Huevo de *Taenia*. CAP, cápsula; EM, embrióforo; MEM, membrana (normalmente no se ve en los huevos fecales); ME, membrana externa; MO, membrana oncosférica; ON, oncosfera; CV, célula vitelínica.

ción química participan un polisacárido y una glicoproteína (Fig. 14.18); esto, sin embargo, no desmiente la presencia de esclerotina. Lo que Pence ha designado como "capa citoplasmática" se cree que corresponde a las cubiertas externa e interna, que son de origen celular. Por ello, no es sorprendente que haya encontrado gotas lipídicas, mitocondrias y α-glucógeno embebidos en ellas.

Hay células glandulares mucosas y serosas en las glándulas de Mehlis de los cestodos que producen este tipo de huevo y probablemente tienen el mismo cometido que las células homólogas de los pseudofilideos (Fig. 14.15). Es de destacar, sin embargo, que hay células glandulares apocrinas en la pared uterina de los cestodos que producen huevos del tipo *Dipylidium*. Su secreción forma un estrato globular de sustancias ricas en mucopolisacáridos sobre la parte exterior de la cápsula. Esta capa se conoce como cápsula uterina (Fig. 14.17).

También existe un fino embrióforo. Cuando se examina con microscopio electrónico parece estar compuesto de dos capas de varillas situadas en ángulo recto la una respecto a la otra (Fig. 14.18) (Pence, 1967).

Cuando se depositan, los huevos de tipo *Dipylidium* encierran un embrión hexacanto, u oncosfera, completamente desarrollado.

Tipo Taenia. Este tipo de huevo es característico de los géneros *Taenia*, *Hydatigera* y *Echinococcus*. Su desarrollo es similar al del huevo de tipo *Dipylidium* (Fig. 14.15). De acuerdo con Löser (1965a,b) sólo existe una célula vitelina asociada con cada zigoto. Además, las células vitelinas carecen de precursores de la esclerotina, por lo que no hay cápsula esclerotizada. El huevo está rodeado por una delgada membrana externa que es muy difícil de distinguir y que normalmente se pierde durante la salida del huevo del hospedador. El embrióforo que rodea a la oncosfera es comparativamente grueso, está bien desarrollado, y lo forman pequeños bloques de queratina que se disponen radialmente, ofreciendo una apariencia estriada (Fig. 14.17).

Las glándulas de Mehlis, en las tenias con huevos del tipo *Taenia*, tienen sólo células glandulares mucosas.

Tipo Stilesia. Las tenias con este tipo de huevo pertenecen a los géneros *Stilesia* y *Anilletina*, que carecen de glándulas vitelógenas y, por ello, los huevos están formados sólo por los componentes del óvulo y del esperma (Fig. 14.15). Sin embargo, cuando los huevos atraviesan el tracto uterino, se deposita en su superficie una densa cubierta celular.

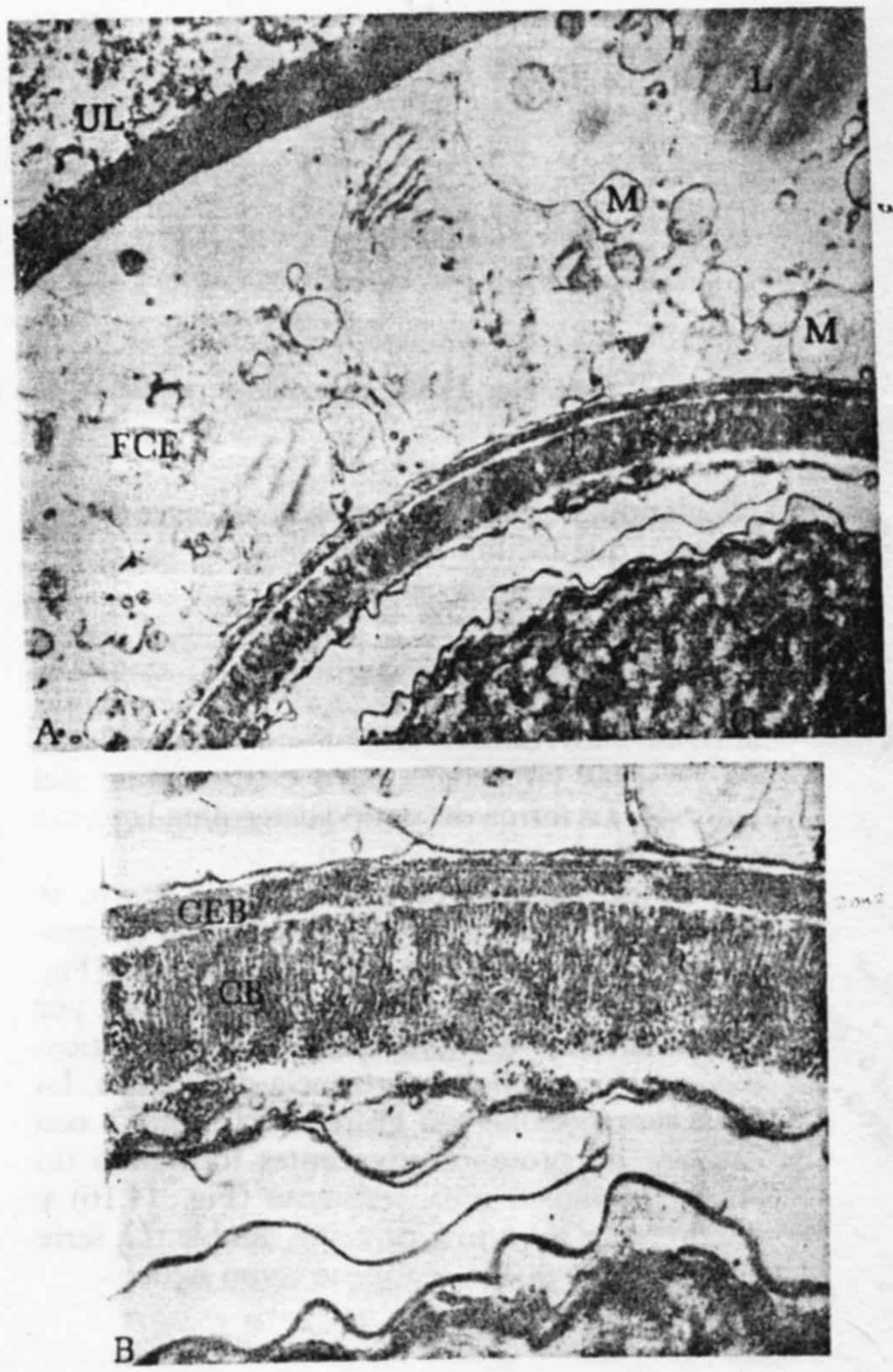


Fig. 14.18. Estructuras del huevo tipo *Dipylidium*. A. Micrografía electrónica de un corte de las capas externas que rodean a la oncosfera. × 13 800. B. Micrografía electrónica que muestra las capas externa e interna de los bastones del embrióforo. FCE, fragmentos celulares de la cubierta externa; E, embrióforo; ZB, zona interna de los bastones; L, lípidos; M, mitocondria; O, oncosfera; C, cápsula; ZEB, zona externa de los bastones. (Según Pence, 1967.)

No existen glándulas de Mehlis y, por tanto, tampoco hay células mucosas ni serosas.

SISTEMATICA Y BIOLOGIA

CLASIFICACION

Existen varias excelentes monografías utilizables para la identificación de los cestodos. Las más